

Na velikosti záleží aneb Co znamená být zvířecím obrem

Většina organismů na Zemi byla a je malá až maličká, megafauna s hmotností nad 45 kg nebo přímo obři s hmotností nad 1 000 kg (někdy nazývaní gigafauna) tak představují početné až zanedbatelnou podmnožinu fauny. Ale i z řady příspěvků v tomto tematickém čísle Živy je více než zřejmé, že vliv megafauny na globální ekosystémy byl a je významný, resp. zásadní. Tito „výstředníci“ nás současně fascinují a kromě úžasu se můžeme ptát, jak je možné, že dosáhli takových rozměrů, proč k tomu došlo a zda a jak je velikost těla limituje. Představme si tedy hlavní skupiny živočichů – obrů – a jejich výhody, ale často též omezení.

Kategorizace megafauny a obrů je stále věcí dohody, přičemž většinou narazíme na výše zmíněné hmotnostní kritérium, které budeme v textu uplatňovat. Různí autoři ale někdy za obry označují i zvířata menší. Často pod vlivem faktu, že některé druhy sice nevážejí tunu, ale v rámci své skupiny velikostně vybočují a těžko o nich mluvit jinak. Velekrab japonský (*Macrocheira kaempferi*) s rozpětím končetin až 3,7 m nebo zéva obrovská (*Tridacna gigas*) s délkou téměř 1,4 m a hmotností až 500 kg jsou v rámci svých skupin obři, ni-

koli ale v rámci všech živočichů. S ohledem na maximální délku stojí za zmínku mořská pásnice pásmovka velká (*Lineus longissimus*) s délkou 5–15 m, vzácně 30 m, existují i neověřené zprávy o její délce údajně až 60 m. Kolonie žahavce trubýše měchýřovky hroznové (*Apolemia uvaria*) dosahují do 30–40 m, odhady spirálovitě stočených kolonií však mohou být i mnohem větší. Hmotnostní kritérium je nejužívanější, protože se minimalizují jedinečnosti určitých skupin. U hmotnosti odpadá zároveň diskuze, co vnímáme jako krité-

rium velikosti druhu. Mohou tak odpadnout otázky typu: který středoevropský savec je největší – zubr s hmotností kolem 840 kg a kohoutkovou výškou kolem 1,90 m, nebo los s hmotností kolem 600 kg a výškou až 2,2 m? Výšku žirafy měříme v kohoutku, nebo jako maximální výšku od kopyt k růžkům? Přesto u některých živočichů platí, že základní rozměry těla mohou být z čistě logistických důvodů mnohem lépe a přesněji měřitelné, např. délka největších kytovců oproti zjišťování jejich hmotnosti. Věda kolem obřích živočichů bývá navíc poněkud zkreslená vnitrodruhovou variabilitou – např. často uváděná maximální zdokumentovaná délka vorvaně je 24 m, ale 95 % měřených jedinců mělo pod 16 m a 75 % méně než 14 m. Rekordní krakatice obrovská měla sice 17 m, ovšem 95 % jedinců mělo pod 15 m a 75 % pod 9 m. Podobně to platí pro hmotnost, která může uvnitř druhu výrazně kolísat v závislosti na populaci, věku, kondici, jakož i dalších faktorech, a maximální hmotnost může být výrazně odlišná od průměru nebo mediánu.

Další úskalí při hodnocení rekordmanů nastane, pokud odhlédneme od relativně dobře dokumentovaných žijících živočichů a pokusíme se vyhodnotit rekordmany všech nám známých živočichů. Fosilní záznam je fragmentární a i v případě kvalitních odhadů velikostí může být při nereprezentativním zastoupení pozůstatků určitého druhu odhad (velmi) nepřesný.

1 Snímek některých kytovčích obrů z Národního přírodovědného muzea v Paříži. Největším známým živočichem Země je plejtvák obrovský (*Balaenoptera musculus*). Jeho gigantismus je nejspíše už miocenního stáří bez výrazného zmenšení po pleistocénu.



Není divu, že při kompletnějších nálezech týchž živočichů došlo k výrazným upřesněním, zpravidla směrem k (mnohem) menší velikosti. Jinou otázkou je, že u takových odhadů si badatelé vypomáhají parametry žijících skupin, někteří vymřelí živočichové však byli natolik výstřední a těžko porovnatelní, že i poctivě provedené odhady obsahují téměř určitě velkou míru nejistoty. Jaký model použít ostatně třeba na velké dinosaury, ptačí nebo krokodýly? V textu se pokusíme představit hlavní skupiny zvířecích obrů s využitím aktuálních poznatků, je ale dobré mít na paměti, že se odhady mohou výrazně lišit v závislosti na dílčích studiích.

Výčet obrů

Pokud použijeme kritérium jedné tuny pro definování zvířecích obrů, pak nám seznam ukazuje, že obří vznikali opakovaně, jen suchozemští jistě více než 30krát (některé použité skupiny nejsou fylogeneticky příbuzné, protože buď neobsahují všechny své potomky, nebo si v některých případech vypomáháme i fylogeneticky nepřirozenou typizací, např. kopytníci). Možná překvapivě v seznamu nenajdeme největší hlavonožce – kalmar Hamiltonův (*Mesonychoteuthis hamiltoni*) má kolem 500 kg a neověřený rekord krakalice obrovské (*Architeuthis dux*) se pohyboval kolem 500 až 600 kg – nebo ptáky s odlehčenou kostrou. Nejmohtnější známí vymřelí ptáci – madagaskarští běžci Aepyornithidae a australští Dromornithidae příbuzní vrubozobým – totiž dosahovali hmotností asi 850 a 500 kg, byť někteří autoři uvažují o hmotnosti kolem jedné tuny u *Aepyornis maximus*. Možná některé čtenáře napadnou novozélandští ptáci moa (Dinornithidae) – ti sice byli vysocí až 3,6 m, ale hmotnostně byli oproti výše zmíněným nejmohtnější ptákům zhruba na polovině. Což platí i pro kenozoické jihoamerické „hrúzoptáky“ čeledi Phorusrhacidae.

Výskyt obrů jen v některých skupinách je pozoruhodný a můžeme poukázat na fragmentárnost fosilního záznamu, čímž by se třeba vysvětlil tak častý výskyt obrů u savců, jejichž větší kosti, a především zuby se zachovávají ve fosilním záznamu ve zvýšené míře. Při zohlednění recentní diverzity živočichů je ale zřejmé, že fosilní záznam nebude jediným vysvětlením. Nepřítomnost obrů u řady fylogeneticky a ekologicky významných nebo diverzitně bohatých a úspěšných skupin nejspíše značí důležitá morfologická, fyziologická i jiná omezení, o kterých bude řeč níže.

Pokud vypustíme korály, kteří nejsou plnohodnotně srovnatelní s ostatními skupinami, pak nás může překvapit, že hmotnostní obry nevytvořili bezobratlí živočichové. Největší známí vodní, pozemní a létaví živočichové patřili nebo patří mezi obratlovce. Zohledníme-li dále diverzitu obratlovců, pak obří zástupci prakticky chybějí/chyběli u ptáků a obojživelníků a s ohledem k počtu druhů „rybovitých“ obratlovců je výčet jejich obrů ne zrovna působivý. Lepší pozici vykazují „plazi“ v širším pojetí, ovšem jednoznačně dominují savci. Z hlediska potravních specializací až nápadně často narazíme u obrů na filtrátory zooplanktonu, ale i lovce hlavonožců, krokodýlovité a dinosaurovitě dravé



2 Zvířecí obří fascinují naši představivost – velikostí, ale často i výstředními adaptacemi. Pozemní pásovec *Glyptodon*. Národní přírodovědné muzeum v Paříži

formy, a především pak mohutné býložravce. Vůbec největší živočichové ve vodě jsou filtrátory a největší suchozemská zvířata byla a i nyní stále jsou býložravci. Některé skupiny (např. plesiosaury) se do těchto pokusů o „škátulky“ nevejdou, v jejich případě šlo o lovce ryb, hlavonožců a jiných bezobratlých i velkých obratlovců.

Z hlediska tělesné stavby u zvířecích obrů narazíme často na velrybovitě formy (u všech typizací by se hodily uvozovky, ale pro přehlednost textu je vypouštíme) typické pro filtrátory; dále na masožravé mořské lovce hned několika typů – vorvaň/kosatka, krokodýl, plesiosaur, mohutný ploutvonožec, kožatka/kareta; na obří býložravce několika typů – želva, tapír/nosorožec/hroch, slon, dinosaury několika typů – sauropod, obrněný tyrofor, hadrosaur nebo rohatý dinosaurus; a v neposlední řadě na velké pozemní predátory typu šelma nebo velký teropod. Důležité je, že žádný obr nelétal, dovedli/dovedou ale dobře fungovat ve vodě nebo na souši.

Přehled obrů s odhadovanými maximálními hmotnostmi, případně velikostmi těla, pokud hmotnostní údaje/odhady neexistují, vyhynulé taxony jsou označeny křížem (†) nebo poznámkou.

● Korálnatci: jedinci korálů jsou malí, ale jejich kolonie, např. houbovníků, mohou dosahovat obřích rozměrů. Rekordmanem je např. houbovník kolíkový (*Pavona clavus*) s až 34 m šířkou a 32 m dlouhou kolonií.

● Pancířnatci (†): známý rod těchto „rybovitých“ obratlovců *Dunkleosteus* podle původních odhadů mohl dosahovat hmotnosti až čtyř tun, revidované odhady hovoří o asi 1 500 – 1 800 kg, což z něj činilo vrcholného predátora devonských moří. Mezi obry patřil patrně i filtrátor *Titanichthys* z mělkých devonských moří.

● Paryby: největším „rybovitým“ obratlovcem a parybou s délkou těla takřka 19 m a hmotností až k 22 tunám je v současnosti žralok obrovský (*Rhincodon typus*), dru-

hým obřím zástupcem je pak žralok veliký (*Cetorhinus maximus*) s 12 m a 16 tunami, přičemž oba jsou pomalu plovoucí filtrátory zooplanktonu. Tyto obry překonal neogenní aktivní lovec megalodon (*Otodus megalodon* †) se zhruba 16–18 (20) m a hmotností až 34 tun u samců a 50 tun u samic. Ve skupině obrounů (Lamniformes), jak název značí, nebyl megalodon sám, z obřích zástupců lze zmínit další fosilní rody – *Cretodus*, *Leptostyrax*, *Parotodus*, *Alopias*, přičemž i jiné vyhynulé skupiny paryb (Ctenacanthiformes, Eugeneodontida) vytvořily obří zástupce. Parametry obrů splňují i někteří další současní žraloci – žralok bílý (*Carcharodon carcharias*), žralok tygří (*Galeocerdo cuvier*), světloun malohlavý (*Somniosus microcephalus*) a žralok velkoušý (*Megachasma pelagios*). Největším rejnokem je filtrátor zooplanktonu manta atlantská (*Mobula birostris*) s maximální hmotností kolem tří tun.

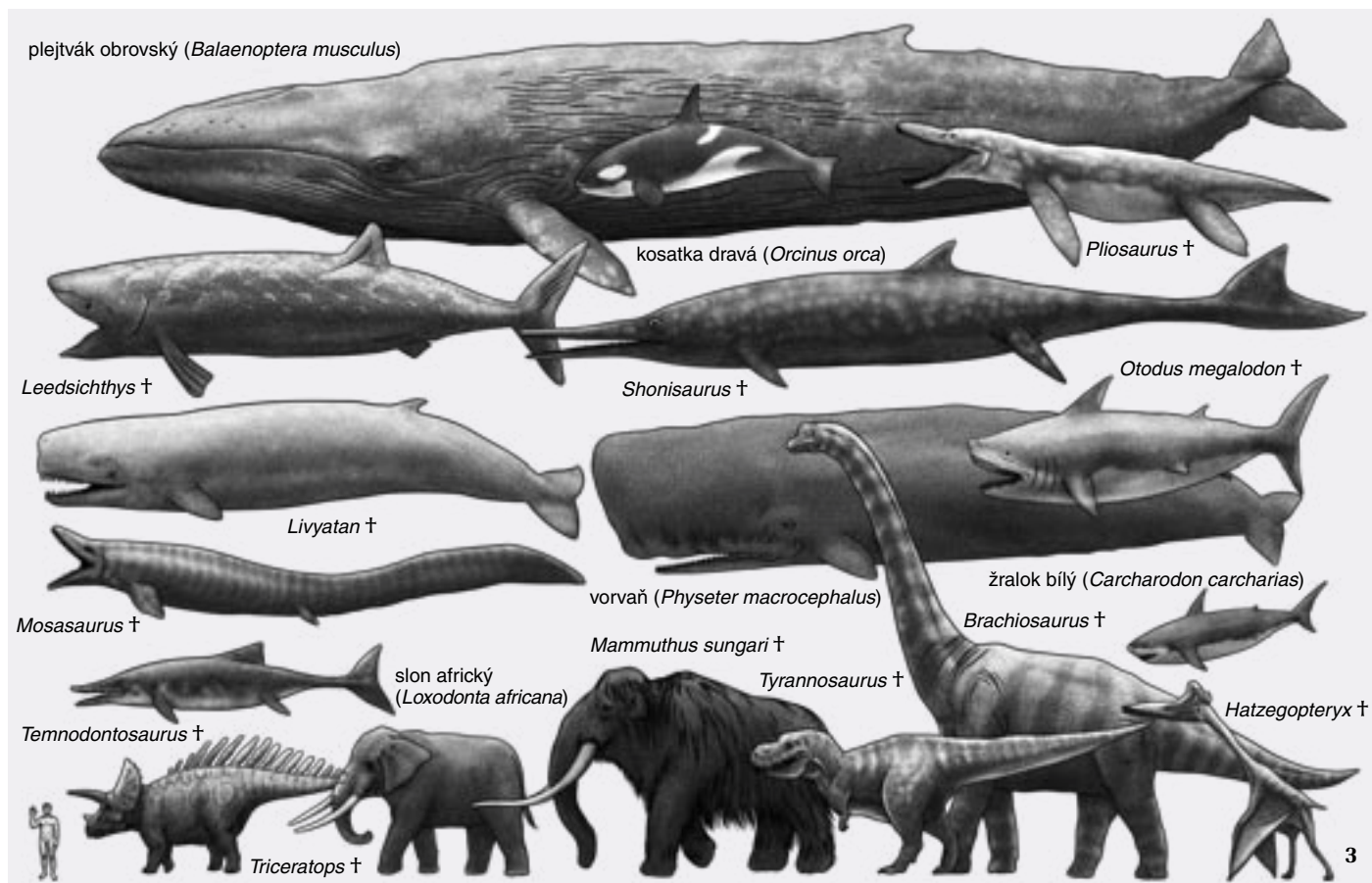
● Paprskoploutví (Actinopterygii): mezi nejmohtnější mořské ryby patří měsíčníci (rod *Mola*) s hmotností nad dvě tuny, nespecializovaní predátoři drobnějších živočichů, ovšem největší fosilní ryba *Leedsichthys problematicus* (z vyhynulé skupiny Pachycormiformes) žijící v jurských a křídových mořích byla filtrátorem vážícím až 45 tun. Ze současných rybích obrů je patřičně zmínit vyzu velkou (*Huso huso*) s hmotností 1,5 až dvě tuny a vyzu malou (*Sinosturio*, nebo též *Acipenser dauricus*) s hmotností přes jednu tunu, které se řadí mezi lovce menší kořisti v bentosu. Kolem jedné tuny dosahovali i někteří rekordní jedinci marlínů (rod *Makaira*), opět jde o lovce, tentokrát v pelagiálu.

● Nozdratí/svaloploutví (Sarcopterygii): i některé lalokoploutvé ryby, např. rod *Hyneria* (†) z devonu a *Rhizodus* (†) z karbonu, mohly dosahovat obřích rozměrů.

● Obojživelníci: současní největší obojživelníci – velemlok čínský (*Andrias davidianus*) s rekordní změřenou délkou 161 cm a velemlok jihočínský (*A. sligoi*) s historickými údaji o délce do 2 m a hmotnosti kolem 60 kg – jsou sice příslušníky megafauny, ale obřích rozměrů dosáhli za celou skupinu jen někteří zástupci Temnospondyli (†), konkrétně permský *Prionosuchus* s krokodýlovitým vzhledem nebo triasový *Mastodonsaurus*.

● Želvy: pouze kožatka velká (*Dermodon coriacea*) se v současnosti s maximální tradovanou hmotností 932 kg (ověřené údaje do 700 kg) blíží hranici obrů, největší známá mořská želva *Archelon* (†) dosahovala hmotnosti kolem dvou až tří tun, přičemž známe i další patrně obří mořské želvy – např. fosilní rody *Protostega*, *Cratochelone* nebo *Gigantatypus*. Z obřích želv lze také zmínit za skrytíhlavě (Pleurodira) sladkovodní rod *Stupendemys* (†) a k obřím parametrům se mohly blížit suchozemské bizarní rohaté želvy čeledi Meiolaniidae (†) z australské oblasti. Největší suchozemské želvy představoval asijský *Megalochelys* (†) z neogénu, byť původní odhady hmotnosti kolem čtyř tun byly asi čtyřikrát nadhodnoceny.

● Plesiosaury (†): mořská skupina masožravých plazů typická pro druhohory zahrnovala celou řadu obřích zástupců délky těla nad 10 m, přičemž hmotností největších zástupců je odhadována na asi 11–14 tun.



3 Srovnávací tabule některých mořských a suchozemských vymřelých i současných obrů. Vodní prostředí umožňuje evoluci obřích živočichů. Podle H. Wilsona (www.deviantart.com) kreslila R. Bošková.

- Ichtyosauři (†): tyto druhohorní mořští plazi dosahovali vskutku kolosálních rozměrů, někdy s délkou nad 20 m a hmotností až k 82 tunám. Z největších zástupců lze uvést rody *Ichthyotitan*, *Shastasaurus*, *Shonisaurus* nebo *Cymbospondylus*.

- Varani, mosasauři (†) a hadi: největší varan a zároveň největší známý suchozemský ještěr *Varanus priscus* (†), uváděný též jako *Megalania prisca*, dosahoval hmotnosti kolem 600 kg. Jejich mořští příbuzní mosasauři (Mosasauridae †) byli se svými zhruba 10 tunami obávanými predátory. Hmotností žádný recentní had nedosahuje hranici jedné tuny, ale patrně ji překonal jihoamerický *Titanoboa* (†) s odhady hmotnosti mezi 730 – 1 135 kg.

- Bazální Archosauriformes (†): triasoví masožraví vrcholní predátoři čeledi Erythrosuchidae s výskytem na superkontinentu Pangea dosahovali velikosti 4–5 m a triasoví a takřka po celém světě rozšíření Phytosauria připomínající krokodýly (např. *Smilosuchus*) až 7 m.

- Krokodýli: kolem jedné tuny se pohybují neověřené maximální hmotnosti aligátora amerického (*Alligator mississippiensis*), gaviála indického (*Gavialis gangeticus*), krokodýla amerického (*Crocodylus acutus*), k. orinockého (*C. intermedius*), k. nilského (*C. niloticus*), až do 1 500 kg disponuje k. mořský (*C. porosus*). Ovšem fosilní zástupci (např. americké rody *Deinosuchus*, *Mourasuchus* a *Purussaurus*, dále *Sarcosuchus* z Afriky a Jižní Ameriky či asijský

Rhamphosuchus) mohli dosahovat hmotností od dvou tun výše (do 10 tun). Dodejme, že obři rozměry měli také bližší a vzdálenější příbuzní krokodýly ze skupiny Pseudosuchia (†).

- Dinosauři: za největšího bývá považován býložravý sauropodní *Bruhatkayosaurus* (†) nalezený na Indickém subkontinentě, který mohl dosahovat údajně až kolem 170 tun (jiné odhady uvádějí kolem 100 tun; problém představuje ztráta fosilií). Pokud bychom se zaměřili na hlavní podskupiny, tak se 10 největších býložravých sauropodů (†) pohybuje v odhadech maximálních hmotností od 60 do 120 tun (vypustíme-li výše zmíněný rod), masožravá teropodní největší čtveřice (*Spinosaurus* †, *Tyrannosaurus* †, *Gigantosaurus* † a *Carcharodontosaurus* †) od asi 8 tun po nějakých 15, býložravá linie obrněných dinosaurů (Thyreophora †) s ankylosaury a stegosauri kolem 6 tun, býložraví ornitopodi (†) s největším hadrosaurem rodu *Shantungosaurus* kolem 13 tun a býložraví rohatí dinosauři Ceratopsia (†) okolo 12 tun. Mimochodem vyjma údajně nejmohutnějšího indického sauropoda by všechny odhady byly v souladu s hmotnostním limitem suchozemského čtvernože 140 tun (soudě podle odhadu statického zatížení a možností pohybu) odhadnutým v 70. letech 20. století.

- Pareiasauria (†): tyto obrněné anapsidní býložravci (např. *Scutosaurus*) z permu dosahovali hmotnosti až jedné tuny.

- Synapsida: skupina zahrnující kromě savců velký počet linií předků savců vytvořila obry býložravé – největším patrně byla v Polsku nalezená *Lisowicia* (†) s hmotností odhadovanou až na 9 tun, ale střídavější odhady hovoří o 6 tunách – a masožravé, ti však dosahovali hmotností nižších – např.

jihoafrické rody *Anteosaurus* (†) asi 600 kg, *Tapinocaninus* (†) kolem 900 kg nebo *Jonkeria* (†) k jedné tuně.

- Vačnatci: hranice obrů dosáhli pouze býložraví vombati, např. rod *Palorchestes* (†) s hmotností přes tunu, slavnější rod *Diprotodon* (†) až tři tuny.

- Pásovcí a lenochodi: bizarní skupiny obřích pásovců – např. *Doedicurus* (†), *Glyptodon* (†, obr. 2), a lenochodů – např. *Eremotherium* (†), *Megatherium* (†), *Les-todon* (†) hranici jedné tuny hravě překonávaly, přičemž třeba obři lenochod rodu *Megatherium* (†) dosahoval až 6 tun. Ve všech případech šlo o býložravé formy.

- Hlodavci: zatím známe jediného hlodavce dosahujícího hranice obřích živočichů – neogenní jihoamerickou *Josephaartigasia monesi* (†) příbuznou pakaranám (rod *Dinomys*) s hmotností kolem 1 200 kg.

- „Kopytníci“: výběr nejtěžších žijících suchozemských živočichů tvoří býložraví savci, konkrétně s maximálními hmotnostmi asijský tur gaur (*Bos gaurus*) 1,5 tuny, africké žirafy (*Giraffa* spp.) dvě tuny, pětice nosorožců tří rodů (*Diceros*, *Rhinoceros*, *Ceratotherium*) s hmotnostmi od tří do 4,5 tuny, šestý nosorožec sumaterský (*Dicerorhinus sumatrensis*) je k hranici jedné tuny blízko, hroch (*Hippopotamus amphibius*) 4,5 tuny a trojice slonů dvou rodů (*Elephas*, *Loxodonta*) od 6 po 10,4 tuny.

Pokud bychom k nim přidali fosilní zástupce, tak by gaura překonali pleistocenní afričtí tuři (*Pelorovis*, *Syncerus antiquus*) a severoamerický bizon *Bison latifrons* s hmotnostmi kolem dvou tun. Z velkých jelenovitých – *Megaloceros* a *Cervalces* – by se k hranici obrů přiblížil patrně jen los *Cervalces latifrons*. Obři se naopak objevují u velbloudovitých – např. miocenní až pleistocenní rod *Titanotylopus* kolem

dvou tun a pleistocenní *Camelops* nebo *Camelus moreli* kolem jedné tuny. Fosilní hroši byli velcí, podobně třeba robustní příbuzné žiraf *Sivatherium*, jejich hmotnosti ale oproti recentním příbuzným patrně příliš nevybočovaly. Obřích rozměrů dosahovala celá řada fosilních nosorožců, nikoli však tapírů nebo koňovitých, vzácnou výjimkou může být *Equus giganteus*. Díky fosilní diverzitě můžeme uvést i damany, jejichž největší zástupci (*Titanohyrax*) mohli splňovat definici obřích živočichů.

Pozici nejhmotnějšího zvířete souše současnosti drží slon africký (*Loxodonta africana*), ovšem po povrchu chodila zvířata větší (dinosaury) a i vymřelí savci by jej překonali. Jako největší suchozemští savci jsou skloňováni dva chobotnatci – asijský *Palaeoloxodon namadicus* (†) a eurasijský „Mammut“ *borsoni* (†) s hmotností kolem 22 tun, nebo asijská a východoevropská oligocenní až miocenní paraceratéria příbuzná nosorožcům. U dvou největších rodů této skupiny *Paraceratherium* (†) a *Dzungariotherium* (†) se uvažuje, že mohla mít hmotnost kolem 17 a 21 tun.

Opuštíme-li suchozemské „kopytníky“, pak musíme s lítostí konstatovat, že o obři šířenu korouna *Hydrodamalis gigas* s hmotností mezi 5–6 tunami jsme bohužel přišli krátce po jejím objevu v 18. století. V další dominantně mořské skupině – u kytovců – najdeme řadu obřích zástupců. Desítky největších zahrnuje 9 koticovců a ozubeného vorvaně v rozpětí maximálních hmotností od 45 tun (plejtvákovec šedý) do 190 tun (plejtvák obrovský) a představuje tak nejtěžší žijící živočichy. Protože ani fosilní koticovci nedosahovali velikosti plejtváka obrovského (*Balaenoptera musculus*), je tento recentní druh považován za nejhmotnějšího živočicha všech dob. Nedávno bylo sice jeho pomyslné prvenství ohroženo jiným kytovcem – paleogením jihoamerickým basilosaurem rodu *Perucetus* (†) – jeho odhad maximální hmotnosti 340 tun se ale revizemi snížil na 112 nebo dokonce „jen“ 40 tun. Dodejme, že mezi obři zástupce žijících kytovců patří všichni koticovci a z ozubených vorvaň, vorvaňovci, narval s běluhou, kulohlavci a kosatky.

● Šelmy: z recentních šelem souše se hranice jedné tuny dotýká jen medvěd lední (*Ursus maritimus*), přičemž této velikosti se blížili nebo dosahovali někteří pleistocenní medvědi *Arctodus simus* (†), *Ursus spelaeus* (†). Největší z nich byl se svými až 1 700 kg *Arctotherium angustidens* (†), který, ač všežravec, se primárně živil masem velkých obratlovců, možná jako mrchožrout. Tento v Jižní Americe žijící příbuzný medvěda brýlatého je považován za vůbec největší pozemní šelmu. Z ploutvonožců jsou největšími zástupci mrož (*Odobenus rosmarus*) s maximální hmotností kolem 1,9 tuny a rypouši (*Mirounga* spp.) s pěti tunami, přičemž fosilní mroži *Pontolis* a *Gomphotaria* patřili s parametry blízcími se rypoušům k největším ploutvonožcům vůbec.

Dodejme, že obři se objevili v řadě vymřelých kenozoických skupin savců (na systematické úrovni řádů), ve kterých převažují býložravci: Dinocera, Embriothopoda, Desmostylia, Hyaenodonta, Mesonychia, Astrapotheria, Notoungulata (s přesahem až



do pleistocénu), Litopterna (až po pleistocén i holocén), Pyrotheria, a kromě zmiňovaných čeledi lichokopytníků i Lophiodontidae, Bronthotheriidae a Chalicotheriidae.

Hmotnost a známá pravidla

Hmotnost těla živočichy dosti předurčuje. Vztah hmotnosti těla s dalšími parametry, jako např. úroveň metabolismu, je dlouhodobě studovaný a v mnoha ohledech některé provázanosti překvapují robustností. S rostoucí hmotností těla u savců můžeme vcelku spolehlivě predikovat např. zvětšení/zvýšení hmotnosti mláďat, povrchu těla, velikosti mozku, objemu plic, kapacity trávicího aparátu, úroveň metabolismu, rychlosti chůze a běhu, velikosti kořisti u predátorů nebo domovských okrsků, prodloužení délky březosti a odstavu, věku, kdy druh dosahuje dospělosti, jakož i samotné délky života, a naopak snížení počtu mláďat, tepové frekvence, délky spánku či populačních hustot (Smith 2021).

Tyto závislosti se přetavily do různých teorií a pravidel, např. metabolické teorie, která se snaží vysvětlit, proč intenzita metabolismu u živočichů roste s hmotností těla podle mocninné zákonitosti s exponentem 3/4. U teplokrevných živočichů se nejvíce skloňuje Bergmannovo pravidlo, které u zvířat žijících v chladnějších oblastech předpokládá větší a mohutnější těla oproti příbuzným z teplejších oblastí kvůli nižšímu úniku tělesného tepla při menším poměru povrchu k objemu těla. V chladnějších oblastech vidíme tendenci zkracovat tělesné výběžky (Allenovo pravidlo), na ostrovech tendenci se zvětšovat u menších druhů, naopak ke zmenšování u příslušníků megafauny (blíže také na str. 290–293 této Živy).

Do čtveřice doplňme i Copeho pravidlo předpokládající tendence ke zvětšování velikosti těla v průběhu evoluce. Současně víme, že zákony a pravidla v biologii mají oproti některým jiným vědeckým disciplínám nevýhodu, že ve fascinující diverzitě a fylogenezi živých organismů těžko mohou obstát vždy. U obratlovců třeba Bergmannovo pravidlo platí většinou, podle skupin v rozsahu 62–83 %. Copeho pravidlo získalo významnou podporu ve velké analýze z r. 2015 na základě 17 208 rodů mořských organismů. Ta ukázala, že nárůst velikosti není rovnoměrný ve všech liniích,

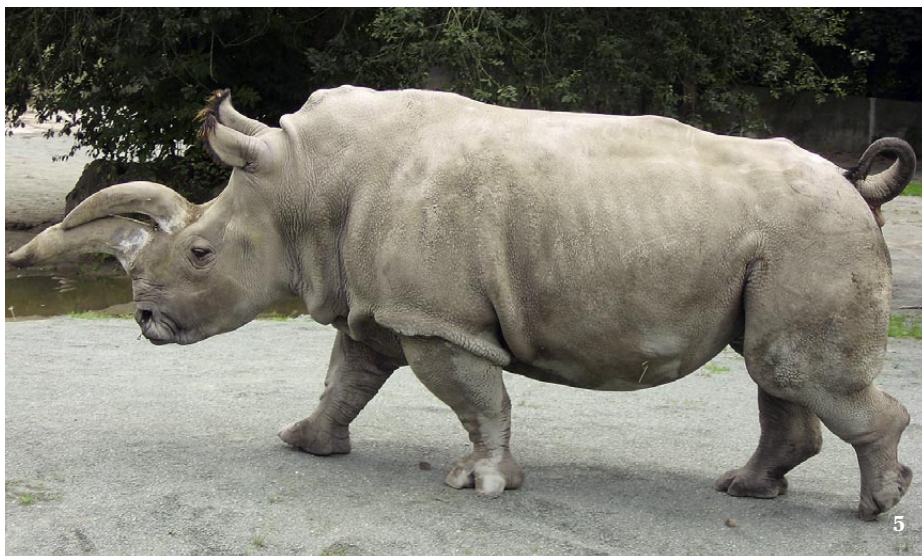
4 Afričtí buvoli (rod *Syncerus*) patří mezi největší zástupce turů (až 900 kg) a současně přežvýkavých sudokopytníků (Ruminantia). Jejich specializace na dokonalé využití přijímané potravy jim nejspíše neumožňuje vytvářet formy velkostatně srovnatelné s nosorožci a chobotnatci. Národní park Kidepo v Ugandě

ale je ovlivněný výraznější diverzifikací u linií větších zvířat.

Jaké výhody mají větší živočichové?

Výhody a nevýhody větších tělesných rozměrů pro jednotlivce závisejí na spoustě faktorů a jejich protnutí v čase a prostoru, v interakci s příslušníky stejného druhu a jiných druhů. U větší velikosti těla se předpokládá, že může představovat lepší ochranu před predátory, pro predátory schopnost ulovit větší kořist, obecněji opakování zdrojů potravy nebo obsazení nevyužitých ekologických nik, lepší termoregulaci v chladnějších prostředích, resp. udržení tělesné teploty, schopnost déle hladovět, byť tato dovednost má svá omezení třeba u kopytníků, což by potvrdil každý chovatel nebo lovec, který dokáže kořist uštvat rušením od příjmu a trávení potravy. Tato schopnost v kombinaci s ukládáním zásoby tuku některým druhům umožňuje migrace na větší vzdálenosti do úživnějších oblastí. Pokud si připomeneme zmíněné parametry provázané s větší tělesnou hmotností, pak se z nich celá řada jistě nositelé hodí (např. velikost mozku a smyslových orgánů, objem plic a úroveň metabolismu). Životní běh větších zvířat se poněkud či výrazně zpomalí, což může, ale nemusí přinášet výhody. Vzájemný poměr výhod a omezení se bude měnit v závislosti na rozsahu zvětšení a kontextu, ve kterém budou prověřovány.

Obecně evoluční vystěpování megafauny a obří fauny bývá spojováno s rostoucím množstvím kyslíku v atmosféře, vyššími globálními teplotami (větší savci byli typičtější pro chladnější období, neboť se snížilo riziko přehřívání) a s nimi související vyšší úživností ekosystémů i možností obsadit „nové“ nebo „prázdné“ ekologické niky. V nich musí druh najít dostatek zdrojů, což je důležité pro celoživotní fungování v ekosystému, ale především pro fázi rychlého růstu, aby mohl uniknout riziku



5 Větší velikost těla se odráží na pomalejší reprodukci. Mnozí zástupci pleistocenní a holocenní megafauny bohužel nedokázali nahradit úbytky způsobené člověkem a vymřeli. Na fotografii samice Nabiré nosorožce Cottonova (*Ceratotherium cottoni*) ze Zoo Dvůr Králové. Snímky J. Robovského

predace. To mimochodem splňovali vůbec největší suchozemští tvorové – sauropodní dinosauři, kteří třeba oproti obřím savcům zřejmě měli řadu dalších biologických výhod – např. kladení většího počtu relativně malých vajec.

Určité limitace spojené s obřímí rozměry a obecné požadavky některých prostředků (souš, voda, vzduch) selektivně tlačily různé skupiny do podobných řešení a není divu, že u obřích živočichů (např. filtrátorů planktonu) pozorujeme řadu konvergencí a paralelismů, což se vědcům může hodit pro rekonstrukce způsobu života vymřelých obřů.

A jaká jsou omezení?

Mezi významné nevýhody obřích živočichů patří riziko přehřátí, které hrozí ve zvýšené míře u teplokrevných skupin, dále snížení pohybové elegance, pomalejší reprodukční biologie a spíše menší populace u obřích druhů. Různé modely nicméně naznačují, že třeba největší dinosauři určitě mohli chodit po souši (coby prstochodci, možná s využitím vazivových polštářů jako u chobotnatců) a že, pokud neměli metabolismus úrovně savců, tak riziku přehřívání nečelili, pakliže měli dostatečný příjem vody nutný pro odpar – mimochodem to je důvod, proč jsou chobotnatci na dostatečném přísunu vody tolik závislí.

Větší tělesná velikost se naopak může hodit v prostředí, které je chladnější nebo ochlazuje – voda má 24× vyšší tepelnou vodivost, v moři proto třeba obtoží savci s minimální hmotností kolem 10 kg, kdežto na souši jim k přežití stačí 1,8 g.

Řada čtenářů mohla zaznamenat diskuzi, jak rychle běhal tyranosaurus, což může znít jako teoretické akademické cvičení, ale u obřích taxonů je podstatnou otázkou, zda tato zvířata poklidně našlapovala, nebo byla schopna i rychlejších pohybů typu skok, klus a cval. Rychlost pohybu se u suchozemských obratlovců redukuje od

hmotnosti 100–300 kg, přičemž u některých skupin mizí i schopnost cvalu (je ho schopen ještě nosorožec tuponosý) a klusu (je ho schopen hroch). Obří nad jednu tunu nedokážou dosáhnout rychlosti koně, kteří si zachovali atletický a výkonný typ pohybu v relativně velkém těle. Při zohlednění dosavadních znalostí se jeví, že dinosauři s hmotností nad 10 tun nemohli disponovat lepšími motorickými schopnostmi než sloni, velcí teropodi nad 6 tun, tedy i tyranosaurus, dosahovali rychlosti asi jako sloni, ale třeba největší rohatí dinosauři mohli cválat rychlostí nosorožců.

Větší suchozemští živočichové snižují ohebnost páteře v oblasti hrudníku, mají tendenci k rovnějšímu postoji, kosti končetin procházejí remodelací s výslednou silnější tloušťkou kompaktní kosti a větším množstvím houbovitě kosti v dřevěné dutině. Pohybový aparát je pod takovým tlakem, že nezděravá trpí zvýšeným výskytem osteoartrózy. Není proto divu, že u řady obřích živočichů na souši pozorujeme různé pokusy o odlehčení kostry. Obří potřebují delší čas na realizaci pohybu, proto je jejich pohyb „rozáznější“, avšak stabilnější, protože jakýkoli pád a s ním spojená rizika jsou úměrné hmotnosti. U některých obřů známe jakési pasivní mechanismy „uzamčení“ pohybového aparátu, zvíře pak při odpočinku vestoje nevydává zbytečnou energii, vestoje může spát i spásat potravu.

Další limitace

Na morfologická, fyziologická a ekologická omezení nás může navést nepřítomnost megafauny či obřů v určitých diverzitně bohatých skupinách, pokusy o nalezení limitujících faktorů jsou lákavé, někdy ale nutně zůstávají ve spekulativní úrovni. Někteří autoři třeba za nepřítomnosti větších forem u hmyzu hledají tracheální dýchací soustavu. Dále tušíme, že řada nevýhod může být spojena se „studenokrevností“ (poikilotermií), srovnání rychlosti ještěrů a savců stejné velikosti ukázalo, že ještěr dosahuje jen čtvrtinové rychlosti. Na druhou stranu velcí „teplokrevní“ obratlovci (homioiotermiti) budou náchylnější k přehřátí, jak již bylo zmíněno.

U kopytníků může být limitující způsob trávení přežvýkavých sudokopytníků, kteří prakticky nepřesahovali hmotnost dvou

tun, na rozdíl od kopytníků s tzv. zadním trávením, u nichž hlavní orgán trávení představuje tlusté a slepé střevo. Mezi ně patří třeba lichokopytníci, chobotnatci, využívají jej např. i lenochodi a řada hlodavců. Pokud kůň zpracovává požitou potravu 40 hodin, pak přežvýkavec stejné velikosti k tomu potřebuje 60 hodin, ale důkladnější fermentací využije potravu více. U větších druhů se doba zpracovávání prodlužuje, přičemž k 60 hodinám přežvýkavce se lichokopytník dostane při tuně hmotnosti, takže od jisté velikosti může být důkladnější způsob zpracování potravy ve složeném žaludku méně výhodný. Při prodloužení doby zpracování potravy navíc začínou být limitující metanogeny (organismy ze skupiny archea produkující metan) snižující efektivitu trávení rozkladem kyseliny octové v trávicím traktu na metan a oxid uhličitý, pakliže nedokáže živočich potravu zpracovat do čtyř dnů. Co dokáže obří lichokopytník nebo chobotnatec, není tedy v anatomicko-fyziologických možnostech přežvýkavců, kteří však v současnosti druhovou rozmanitostí obě skupiny mnohonásobně překonávají.

I když u létavých forem obratlovců jde ke splnění odpovídajícího rozpětí a plochy křídel, limitující může být jejich „skladnost“ a možnost se vznést, tedy vyvinutí potřebné rychlosti během vzletu. Za nejtěžšího žijícího létavého ptáka bývá asi nejčastěji označován drop kori (*Ardeotis kori*) nebo náš drop velký (*Otis tarda*) s hmotností až kolem 22 kg, ptákem s největším rozpětím křídel a maximální hmotností kolem 16 kg je albatros stěhovavý (*Diomedea exulans*). Největším známým letuschopným ptákem byl jihoamerický dravec *Argentavis* (†) s rozptylem odhady hmotností 37–166 kg, byt revidované odhady hovoří spíše o 70 kg. Tento druh byl patrně vynikajícím plachtařem v termických prouděch vzduchu a při vzletu byl zřejmě odkázan na proudění kolem skalnatých svahů. Největším známým letcem vůbec byl pravděpodobně ptakoještěr *Quetzalcoatlus* (†) s rozpětím křídel 10–11 m a hmotností až 250 kg.

Největší nevýhoda obřů?

Kvůli rozměrům šlo často o živočichy s pomalejší životní strategií včetně reprodukce. Odhlédneme-li od menšího počtu mláďat a relativně pomalejší životní pouti, což třeba nebyl případ sauropodních dinosaurů, pak obří za určitý vymezený čas vyprodukovali oproti megafauně či ještě menším živočichům méně generací, tudíž měli pomalejší evoluci a zřejmě v důsledku toho sníženou adaptabilitu na výrazné změny globálních ekosystémů. S obří velikostí byla též spojena nižší hustota populací druhů a patrně i jejich nižší efektivní velikosti. Je dost pravděpodobné, že některé obří druhy nikdy neměly nápadně velkou početnost, čímž výraznější změny produktivity obývaného prostředí mohly způsobovat značné populační poklesy a nastartování tzv. extinkčních vírů, zrychlujících směřování populací k úplnému vyhynutí.

Použitou literaturu uvádíme na webové stránce Živý.